

# Klimatförändringens inverkan på synkronismen mellan tre trofinivåer



Emilia Nordling  
Avhandling pro gradu  
Ekologi och evolutionsbiologi  
Biovetenskapliga institutionen  
Helsingfors universitet  
April 2010



Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty		Laitos Institution – Department
Bio- och miljövetenskapliga fakulteten		Biovetenskapliga institutionen
Tekijä, Författare – Author		
Emilia Nordling		
Työn nimi Arbetets titel – Title		
Klimatförändringens inverkan på synkronismen mellan tre trofinivåer		
Oppiaine Läraämne – Subject		
Ekologi och evolutionsbiologi		
Työn laji Arbetets art – Level	Aika Datum – Month and year	Sivumäärä Sidoantal – Number of pages
Avhandling pro gradu	April 2010	38 + 2
Tiivistelmä Referat – Abstract		
<p>Under det senaste seklet har ett ökat utsläpp av växthusgaser fått temperaturerna att stiga världen över. Denna stegring fortsätter alltjämt. Allra mest har temperaturen ökat om våarna vilket kan tidigarelägga aktiviteten hos många arter. Om olika arter påverkas olika av temperaturförändringen kan deras livscyklar råka i otakt med varandra. För arter som växelverkar med varandra kan en dylik rubbning i synkronismen mellan dem bli ödesdiger: t.ex. kan växtätare bli helt utan föda ifall fenologin hos deras värdarter drastiskt förskjuts.</p> <p>Tidigare forskning i hur klimatförändringen påverkar synkronism mellan arter har oftast berört synkronismen mellan två trofinivåer. I min studie undersökte jag därför hur temperaturen påverkar växelverkan mellan tre trofinivåer: växter (här: ek, <i>Quercus robur</i>), växtätande insekter (här: större ekluggmal, <i>Tischeria ekebladella</i>, ekbladguldmal, <i>Phyllonorycter quercifoliella</i> och gulspetsad ekguldmal, <i>P. harrisella</i>) och parasiter (här: steklar i familjen Eulophidae). Hos eken skiljer sig tidpunkten för lövsprickningen markant mellan individer av olika genotyp. Därför undersökte jag också hur värdträdets genotyp påverkar synkronismen mellan arterna. Mina hypoteser var att en högre temperatur rubbar synkronismen mellan arterna, att dessa rubbningar påverkar arternas tillväxt och förökning samt att effekternas styrka skiljer sig mellan värdträd av olika genotyp.</p> <p>Dessa förutsägelser testade jag i ett fältexperiment som genomfördes i april–september 2009. Jag manipulerade temperaturen med hjälp av ett växthus och exponerade ekar av olika genotyper för olika fjärilsarter och parasitsteklar både inuti och utanför växthuset. De fjärilsarter jag använde är alla minerande småfjärilar som är specialiserade på ek.</p> <p>Under experimentets gång uppnådde jag en skillnad på 3,19°C mellan medeltemperaturerna inuti och utanför växthuset. Skillnaden resulterade i att alla arter blev aktiva tidigare inuti växthuset än utanför. Synkronismen mellan arterna påverkades på olika sätt för olika artpar: Inuti växthuset rubbades synkronismen mellan ekarna och vissa insekter (ekguldmar och steklar) medan synkronismen med andra arter bibehölls (större ekluggmal). Synkronismen mellan fjärilar och steklar rubbades inte.</p> <p>Inuti växthuset växte större ekluggmalens larver sig större än utomhus. Inuti växthuset uppträdde dessutom en extra, andra generation av större ekluggmal under sensommaren. Förutom av temperaturen påverkades insekterna också av ekarnas fenologi. Eftersom fjärilslarverna växte sig större på eklöv som utvecklades tidigt verkar det som om äldre löv lämpade sig bättre som föda för fjärilarna.</p> <p>Sammanfattningsvis påvisar min studie att klimatförändringen kan påverka olika arter och synkronismen mellan dem på högst olika sätt. Studien ger också nya aspekter i diskussionen kring hur ekens löv påverkar insekter i och med att äldre löv verkar vara bättre lämpade som föda än yngre och att ekens genotyp inte verkar ha lika stor inverkan på insekterna som man allmänt har antagit.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords		
större ekluggmal, ekbladguldmal, gulspetsad ekguldmal, <i>Tischeria ekebladella</i> , <i>Phyllonorycter quercifoliella</i> , <i>Phyllonorycter harrisella</i> , ek, <i>Quercus robur</i> , parasitstekel, lövutveckling, vikt, temperatur, generationsantal		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited		
Biovetenskapliga institutionen		

# INNEHÅLL

<b>1. INLEDNING: INSEKTER OCH VÄXTER I ETT VARMARE KLIMAT</b>	<b>2</b>
1.1 KLIMATFÖRÄNDRINGEN OCH SYNKRONISMEN MELLAN ARTERNA	2
1.2 STUDIER AV VÄXTER OCH INSEKTER	3
1.3 MÅLSÄTTNINGAR	4
<b>2. MATERIAL OCH METODER</b>	<b>6</b>
2.1 STUDIEOBJEKT	6
2.1.1 <i>Ek</i>	6
2.1.2 <i>Insekter</i>	7
2.2 EXPERIMENTUPPSTÄLLNING	9
2.3 INSAMLING AV DATA	12
2.3.1 <i>Temperaturmätningar</i>	12
2.3.2 <i>Insekternas livscyklar</i>	12
2.3.3 <i>Ekarnas fenologi</i>	13
2.4 STATISTISKA METODER	15
<b>3. RESULTAT</b>	<b>17</b>
3.1 TEMPERATUREN	17
3.2 INVERKAN AV KLIMATFÖRÄNDRINGEN PÅ ORGANISMERNA	18
3.2.1 <i>Inverkan på ekarna</i>	18
3.2.2 <i>Inverkan på insekterna</i>	20
3.2.3 <i>Inverkan på synkronismen mellan arterna</i>	24
<b>4. DISKUSSION: HUR FÖRÄNDRAS VÄXELVERKAN MELLAN ARTERNA I FRAMTIDEN?</b>	<b>27</b>
4.1 FENOLOGISKA FÖRÄNDRINGAR	27
4.1.1 <i>Tidigarelagd aktivitet på våren och synkronism mellan arterna</i>	27
4.1.2 <i>Ökad tillväxt hos fjärilslarverna</i>	28
4.1.3 <i>Flera generationer per år</i>	29
4.2 FÖRÄNDRINGAR I KVALITETEN PÅ FÖDAN	31
4.3 SLUTSATSER	31
<b>5. TACK</b>	<b>33</b>
<b>6. LITTERATUR</b>	<b>34</b>
<b>BILAGOR</b>	<b>39</b>

# 1. INLEDNING:

## INSEKTER OCH VÄXTER I ETT VARMARE KLIMAT

### 1.1 Klimatförändringen och synkronismen mellan arterna

Under de senaste 100 åren har temperaturerna stigit drastiskt världen över. Totalt har årets medeltemperatur ökat med 0,74°C (IPCC 2007 a). Den största ökningen har skett under seklets andra hälft. Den stigande temperaturen återspeglar en ökad andel växthusgaser i atmosfären. Den här ökningen har sitt ursprung i tilltagande mänsklig aktivitet (IPCC 2007 a). Den viktigaste växthusgasen är koldioxid. Globalt har de årliga koldioxidutsläppen ökat med 80 % från år 1970 till år 2004 (IPCC 2007 a). Eftersom utsläppen av växthusgaser fortsätter kommer temperaturerna att tillta även i framtiden. Under de närmaste 20 åren kommer temperaturen sannolikt att stiga med ca 0,2°C per årtionde (IPCC 2007 a). I takt med att temperaturen stiger kommer speciellt våarna att bli varmare (IPCC 2007 b; Rebetez & Reinhard 2008). Redan under perioden 1965–2007 har växtperioden i Finland kommit igång 2–2,8 dagar tidigare per årtionde (Kaukoranta & Hakala 2008).

Temperaturökningen påverkar både flora och fauna. En förändring i klimatet kan antingen påverka en art direkt eller indirekt via växelverkan med en annan art (Bale m.fl. 2002). Tidigare forskning har främst koncentrerat sig på direkt inverkan. Framförallt har man studerat hur klimatförändringen påverkar fenologin och utbredningen hos enskilda arter (Bale m.fl. 2002; Walther m.fl. 2002; Parmesan 2006). Resultaten visar att förändringen i klimatet kan leda till ökad mortalitet eller påverka grundläggande processer som tillväxt och förökning (Bale m.fl. 2002). Enligt vissa forskningsresultat kan hälften av alla vilda arter redan i någon mån ha påverkats av klimatförändringen (Parmesan & Yohe 2003).

Indirekt inverkan av klimatförändringen kan hota arter som påverkas av de varmare våarna. En förändring är att många växter nu får löv och börjar assimilera allt tidigare om våren (Root m.fl. 2003). Samtidigt kan även djur som är inaktiva vintertid nu vakna upp allt tidigare (Roy & Sparks 2000; Forister & Shapiro 2003; Root m.fl. 2003; IPCC 2007 a). Olika arter kan också påverkas av klimatförändringen på olika vis. Det här kan leda till att arter som är beroende av varandra inte längre inleder sin tillväxt- eller förökningssäsong samtidigt på våren (Visser & Holleman 2001; Parmesan 2007; Forkner m.fl. 2008). Den period då en värdväxt är tillgänglig som föda för en annan art kallas för dess fenologiska

fönster (Hicks m.fl. 2007). Hos värdväxter med ett smalt fenologiskt fönster kan t.o.m. en mindre förskjutning av tillväxtperioden påverka växtätarna (Bale m.fl. 2002).

## 1.2 Studier av växter och insekter

Då man forskar i synkronismen mellan arter är växter och insekter av speciellt intresse. Eftersom insekter har en nyckelposition i många ekosystem (Bond 1994; Carson & Root 2000; Mueller m.fl. 2008) kan forskning kring detta ämne nämligen bidra till en förståelse av hur populationer av både skadeinsekter (Cannon 1998), hotade arter (Wall 2003) och ekonomiskt gynnsamma arter (Fuhrer 2003) kommer att utvecklas i framtiden. Insekter anses vara speciellt känsliga för växlingar i den omgivande temperaturen (Roy & Sparks 2000) och hör till de organismer som reagerar snabbast på en klimatförändring (Walther m.fl. 2002). Speciellt snabbt reagerar de populationer som lever på nordgränsen av artens utbredningsområde, vilket är fallet för många finländska populationer (Vickery 2008).

Det finns gott om studier kring hur tidigare lövsprickning om våren påverkar synkronismen mellan träd och de insekter som är beroende av dem (Feeny 1970; Dewar & Watt 1992). Det finns mer än 200 fjärilsarter som livnär sig på ek (Feeny 1970) och många studier i synkronism har granskat det fenologiska samspelet mellan just ek och fjärilar (t.ex. van Dongen m.fl. 1997; Visser & Holleman 2001; van Asch m.fl. 2007). Tidigare studier påvisar att fjärilarnas äggläggning följer de årliga växlingarna i ekens lövsprickning (Buse & Good 1996; van Dongen m.fl. 1997) men det finns också forskningsresultat som tyder på att synkronismen har blivit allt svagare med åren, antagligen till följd av klimatförändringen (Visser & Holleman 2001; men se Buse & Good 1996). I experiment där man har värmt upp mikroklimatet på konstgjord väg har man observerat att fjärilar ofta kläcks utanför värdväxtens fenologiska fönster (Dewar & Watt 1992).

Vissa tidigare studier ger vid handen att en otakt mellan tidpunkten för lövsprickningen hos eken och kläckningen av fjärilslarver kan leda till att larverna blir helt utan föda (Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003; van Asch m.fl. 2007). I mindre drastiska fall kan en tidigare lövsprickning leda till en förändring av födans kvalitet. Eklöv förändras nämligen både kemiskt och fysiskt då löven växer (Feeny 1970; West 1985; Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003; Salminen m.fl. 2004) och det finns forskningsresultat som tyder på att yngre löv är bäst lämpade som föda för de flesta insekter (Feeny 1970; Cates 1980; Marino &

Cornell 1993). Om en fjärilspopulation kläcks utanför ekens fenologiska fönster kan det leda till att populationen minskar i storlek (West 1985; Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003; van Asch m.fl. 2007; Forkner m.fl. 2008; men se Connor m.fl. 1994).

Då man undersöker synkronismen mellan växter och växtätande insekter måste man även ta parasiter i betraktande. Många värdarter undviker parasiter genom att ha en livscykel som går i otakt med parasiternas livscykler (Hance m.fl. 2007). En förskjutning i livscykeln kan därför leda till ett ökat parasittryck och därmed till stora skador på värdpopulationen (van Nouhuys & Lei 2004). Samtidigt kan minskad synkronism mellan växtätande insekter och deras parasiter ha negativa följder för parasiterna (Hassell 1969; van Nouhuys & Lei 2004). Det finns exempel på fall där livscykeln hos en fjärilsart har förskjutits så mycket att arten har lämnat larvstadiet då parasiten kläcks vilket har lett till att parasiten inte har kunnat parasitera larverna (van Nouhuys & Lei 2004). Då parasitsteklar ibland används inom biologisk bekämpning (Greathead 1986; Tuda m.fl. 2006) kan forskning i synkronismen mellan parasitsteklar och deras värdar bidra med bakgrundsinformation angående vilka metoder som kunde tas i bruk inom bekämpningen.

Trots den förhållandevis omfattande litteraturen kring synkronism mellan värdväxter och växtätande insekter samt mellan växtätande insekter och parasiter, finns det hittills ringa forskning kring hur klimatförändringen påverkar växelverkan mellan tre trofiska nivåer: växter, växtätande insekter och parasiter. Det fåtal studier som har omfattat tre trofinivåer har granskat samspelet mellan parasiter och värdartens föda. Resultaten tyder på att parasiter kan påverkas negativt om värdens föda förändras, medan andra resultat visar att en förändrad föda är till fördel för parasiterna om den gör värden svagare (Holton m.fl. 2003). Därmed förefaller även synkronismen mellan parasiter och värdartens föda vara viktig (Hicks m.fl. 2007).

### 1.3 Målsättningar

I min avhandling pro gradu studerar jag hur ekar, fjärilslarver och parasitsteklar påverkas av klimatförändringen. Jag söker svar på hur en högre temperatur påverkar arterna på de tre trofiska nivåerna, dels var för sig och dels genom att påverka synkronismen mellan de olika trofinivåerna. Här tar jag fasta på den tidpunkt vid vilken de olika arterna blir aktiva på våren, samt på hur en tidigare lövsprickning påverkar insekternas överlevnad, tillväxt

och förökning under sommaren. Slutligen granskar jag hur värdträdets genotyp påverkar synkronismen mellan arterna eftersom detta ger en fingervisning om hur den genetiska variationen inom värdväxtbeståndet kan påverka framtida växelverkan mellan arterna. Utgående från tidigare forskningsresultat (West 1985; Roy & Sparks 2000; Visser & Holleman 2001; Forister & Shapiro 2003; Root m.fl. 2003; Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003; van Asch m.fl. 2007; IPCC 2007 a; Forkner m.fl. 2008) ställer jag upp följande hypoteser: 1. en högre temperatur leder till tidigarelagd aktivitet hos alla organismer, 2. olika arter påverkas av temperaturförändringen i olik grad, vilket rubbar synkronismen mellan arterna och 3. värdväxtens genotyp påverkar rubbningens storlek, vilket leder till olika framgång för insekterna på olika värdväxtindivider.

## 2. MATERIAL OCH METODER

För att reda ut hur klimatförändringen påverkar synkronismen mellan ekar, fjärilar och parasitsteklar och hur trädets genotyp påverkar rubbningens storlek, odlade jag ekar av flera olika genotyper i ett varmt och i ett normalt klimat. Temperaturen manipulerade jag med hjälp av ett växthus. På ekarna transplanterade jag fjärilar och parasitsteklar och följde upp de olika organismernas utveckling vid olika temperaturer.

### 2.1 Studieobjekt

#### 2.1.1 Ek

I Finland växer eken (*Quercus robur*) endast i de södra delarna av landet (Mossberg & Stenberg 2003). Lövsprickningen äger vanligtvis rum i slutet av maj och i början av juni (Salminen m.fl. 2004) men tidpunkten för lövsprickningen kan skilja sig med omkring tre veckor mellan olika ekindivider. Det här tycks bero på både genetiska faktorer och på det omgivande mikroklimatet (Crawley & Akhteruzzaman 1988; van Dongen m.fl. 1997).

För att undersöka effekterna av genetiska faktorer använde jag mig av ekar av tio olika genotyper. Dessa ekar hade framställts genom ympning år 2004 då kvistar från tio stora ekar på ön Vattkast i Korpo samlades in och ympades på varsin ekplanta som valdes ut slumpmässigt. De ympade ekarna planterades sedan i såar på cirka 50 liter och under de följande somrarna avlägsnades alla kvistar som producerades av den ursprungliga ekplantan. På så vis framställdes en ny ek av den inympade kvistens genotyp, med rötter av den ursprungliga ekplantan. Sommaren 2009, då mitt fältexperiment utfördes, var ekarna 155 till antalet och hade vuxit sig mellan en och två meter höga.



### 2.1.2 Insekter

Jag använde mig av tre fjärilsarter tillhörande två släkten: större ekluggmal (*Tischeria ekebladella*), ekbladguldmal (*Phyllonorycter quercifoliella*) och gulspetsad ekguldmal (*Phyllonorycter harrisella*) (bild 1). De här arterna lämpar sig väl som forskningsobjekt eftersom deras biologi är välkänd genom tidigare forskning (t.ex. Roslin m.fl. 2006; Gripenberg m.fl. 2007; Tack m.fl. 2009). De är specialister på ek och deras larver lever i små fickor, så kallade minor, inuti eklöven (bild 2). Minorna bildas då larverna äter av lövens gröna ytskikt under epidermis. De arterna som jag arbetade med hör till de vanligaste av över 20 fjärilsarter som bildar minor på ek i Finland (Tack m.fl. 2009). Till hösten spinner larverna silke inuti minorna och övervintrar i de nerfallna löven (Miller 1973; Rott & Godfray 2000; Bengtsson 2008). Hos större ekluggmalen är det larverna som övervintrar i minorna (Bengtsson 2008), hos guldmalarna pupporna (Miller 1973; Tack m.fl. 2009). Större ekluggmalen förpuppar sig på våren och de fullvuxna fjärilarna kläcks i juni. Fjärilarna lägger ägg på eklövens ovansida och de resulterande larverna bildar minor som växer i takt med att larverna äter. I Finland kan minor av större ekluggmal upptäckas från och med augusti. I finländska förhållanden bildar arten i allmänhet en generation per år men längre söderut kan flera generationer påträffas (Bengtsson 2008). Ekbladguldmalen och gulspetsade ekguldmalen bildar två generationer per år (Tack m.fl. 2009). Minor av årets första generation påträffas i juni till augusti och minor av den andra generationen från och med augusti. Hos alla tre fjärilsarter förekommer protandri varvid hanarna kläcks aningen tidigare än honorna (Heath & Emmet 1985).

Större ekluggmal, ekbladguldmal och gulspetsad ekguldmal parasiteras av många stekelarter. De vanligaste parasitarterna tillhör släktena *Cirrospilus*, *Sympiesis*, *Achrysocharoides*, *Chrysocharis* och *Pnigalio*. Majoriteten av dessa stekelarter angriper alla tre fjärilsarter men vissa föredrar en viss art (Miller 1973; Rott & Godfray 2000; Riikka Kaartinen, Institutionen för bio- och miljövetenskaper, diskussion, april 2009). Stekelhonorna kan lägga ägg efter parning eller genom partenogenes (Chinery 1976; Waage 1986). Honorna lägger sina ägg i fjärilarnas minor och stekellarven använder fjärilslarven som föda. En parasiterad fjärilslarv dör alltid medan stekellarven utvecklas till en fullvuxen stekel (Askew & Shaw 1986). Vuxna parasitsteklar livnär sig på pollen och nektar (Powell 1986).

Insektmaterial för min studie insamlades på Vattkast i Korpo (hösten 2008 och våren 2009) samt i Anneberg i Helsingfors (våren 2009) i form av nerfallna eklöv med fjärilsminor i (bild 2). De minor som samlades in på hösten övervintrade i ett kylskåp på ett substrat av fuktad vitmossa.



större ekluggmal  
*T. ekebladella*  
8–11 mm



ekbladguldmal  
*P. quercifoliella*  
7–10 mm



gulspetsad ekguldmal  
*P. harrisella*  
7–10 mm



parasitstekel  
familj: Eulophidae

**Bild 1:** De insektarter som användes i experimentet. (Bilder: Ayco Tack och Riikka Kaartinen.)



**Bild 2:** Minor av större ekluggmal. Till vänster ses en övervintrande mina på ett av de torra eklöven som insamlades för studien. Till höger ses tre aktiva minor, varav två har vuxit ihop under experimentets lopp.

## 2.2 Experimentuppställning

Jag utförde fältarbetet för studien på Skogsforskningsinstitutets (Metla) förädlingsstation Haapastensyrjä i Lyyliäinen i Loppis (60°37' N, 24°26' E). Experimentet pågick under perioden 30.3. – 28.9.2009. Under denna period var ekarna indelade i sex grupper. Varje grupp bestod av 25–27 ekar och omfattade flera träd av var genotyp. Tre av dessa grupper placerades i ett varmare klimat inne i ett växthus av plast och tre av grupperna utomhus, utanför växthuset. De grupper som placerades utomhus stod uppradade precis utanför växthusväggen (bild 3).

För att kunna jämföra hur synkronismen mellan ekarna och insekterna påverkas av klimatet utsatte jag både ekar och insekter för samma klimat under hela studiens förlopp. Vintern 2008–2009 övervintrade ekarna i ett växthus. De eklöven som hade samlats in på hösten flyttade jag till detta växthus 30.3. Ekarna som under sommaren skulle stå utomhus flyttades ut ur växthuset 8.4. Samtidigt flyttade jag ut eklöven som skulle bidra med fjärilar och steklar till träden utomhus och fördelade löven på kläckningsburar i mitten på var grupp med ekar (bild 4). De sista löven samlades in i naturen och togs med i studien 15.4.

An efter som fjärilar och steklar kläcktes, transplanterade jag dem på ekarna. Träden valdes i slumpmässig ordning för transplantationerna. Fjärilarna transplanterade jag i par om en hona och en hane medan steklarna transplanterades ensamma eftersom stekelhonor kan fortplanta sig genom partenogenes. Då det inte går att könsbestämma steklarna under fältförhållanden var den transplanterade individen ibland en hane. De stekelarter som är specialiserade på någon särskild fjärilsart (Riikka Kaartinen, Institutionen för bio- och miljövetenskaper, diskussion, april 2009) transplanterade jag på träd med en lämplig värdart. Som föda åt steklarna planterade jag en blommande strandkrassing (*Lobularia*) bredvid varje ek.

a)

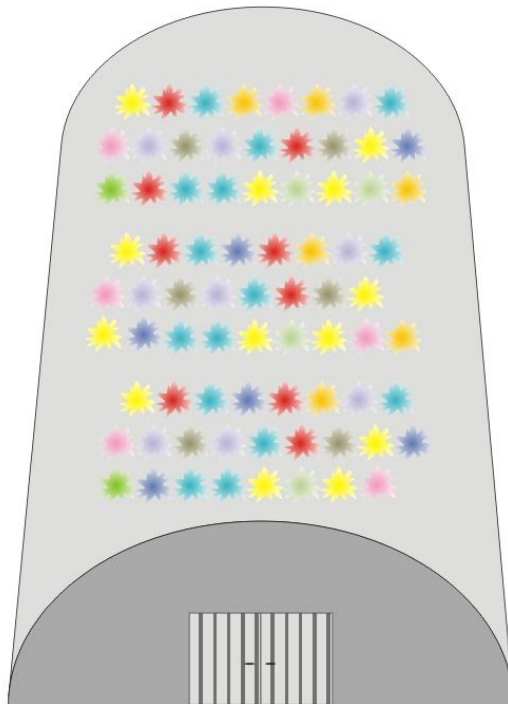
Genotyp:



Antal individer: 9      5      11      26      17      11      13      29      21      13

b)

grupp 1  
26 ekar



grupp 2  
25 ekar

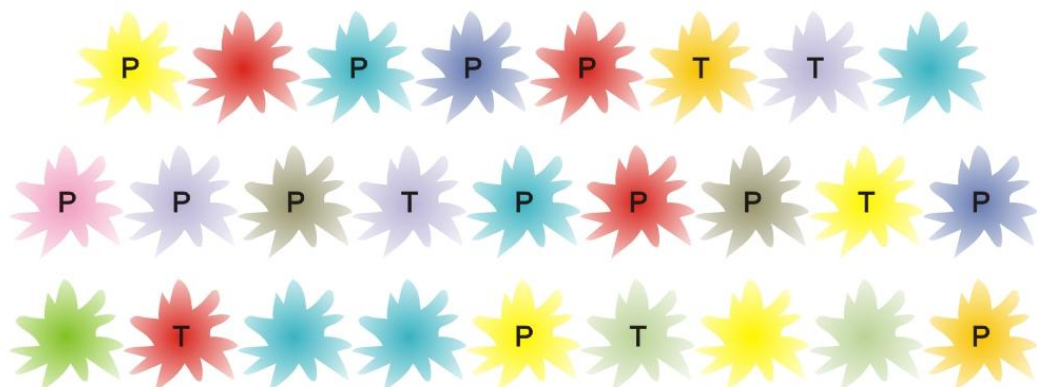
grupp 3  
25 ekar

grupp 4  
27 ekar

grupp 5  
26 ekar

grupp 6  
26 ekar

c)



P = Phyllonorycter    T = Tischeria

**Bild 3:** Experimentuppställning. Bild 3a visar antal individer per ekgenotyp (var genotyp är angiven med en separat färg). Bild 3b visar experimentuppställningen som omfattade sex grupper av ekar varav tre stod i växthuset och tre utanför. Alla ekgrupper omfattade samtliga genotyper (förutom genotyp 1 som saknades i grupp 2). Bild 3c är en förstoring av grupp 5 i 3b. P och T anger vilket fjärilssläkte som transplanterades på respektive ek. (Då fjärilarna inte räckte till alla ekar saknar vissa träd bokstav.)



**Bild 4:** Burdesign. Insekterna transplanterades på ekarna i cylinderformade burar av muslin med måtten 260 \* 90 cm (de två övre bilderna). Kläckningsburarna för minorna (bilden uppe till höger samt den nedre bilden) hade en volym på ca 3 liter och låg på fuktig vitmossa. Ur dessa kläckningsburar gick det enkelt att plocka ut nykläckta insekter i ett provrör.



## 2.3 Insamling av data

### 2.3.1 Temperaturmätningar

För att dokumentera klimatet inuti och utanför växthuset använde jag s.k. temperaturloggers, dvs. termometrar som lagrar temperaturuppgifter i ett digitalt minne (bild 5). Jag använde två olika modeller: HOBO U12-001 (Onset, USA) och EL-USB-1 (Lascar Electronics, Hong Kong). Jag placerade en termometer i var grupp med ekar. För att få reda på hur mycket de burar som omgav ekarna påverkade temperaturen lade jag dessutom två termometrar inuti burarna, en i växthuset och en utanför.



**Bild 5:** Placeringen av mina termometrar. Varje termometer var upphängd på en stolpe ca 1 m ovanför marken. På ändan av stolpen satt en uppochnedvänd blomkruka i plast som skyddade termometern mot direkt solstrålning. Under hela fältexperimentets gång dokumenterade termometrarna temperaturen med fem till tio minuters intervall.

### 2.3.2 Insekternas livscyklar

För att kunna uppskatta hur ett varmare klimat påverkar insekternas fenologi noterade jag art, kläckningsdatum och kön för alla vuxna insekter. För att vidare kunna följa med hur klimatförändringen påverkar synkronismen mellan olika arter följde jag under sommarens gång med uppkomsten och utvecklingen av minor på ekarna. Med en till tre veckors intervall gick jag igenom träden, räknade minorna och märkte ut dem med filtpenna. Att

märka minorna var viktigt, eftersom två eller flera minor på samma löv ofta växer ihop med varandra under sommarens lopp (Miller 1973; bild 2). Märkningen gjorde det också möjligt att skilja på minor av olika generationer.

Strax före lövfällningen i slutet av september räknade jag alla minor och granskade larvernas utveckling och överlevnad. Eftersom löven gulnade senare inne i växthuset skedde räkningen en vecka senare (28.9.) inomhus än utomhus (21.9.). Samtidigt plockade jag även ut larverna ur minorna för att väga dem (bild 6). Före vägningen torkade jag larverna till konstant vikt i ett värmeskåp med en temperatur på 80°C.




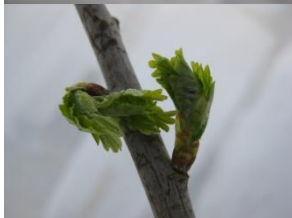





**Bild 6:** Fullväxt larv av större ekluggmal i en öppnad mina.

### *2.3.3 Ekarnas fenologi*

För att utvärdera hur ett varmare klimat påverkar ekarnas fenologi följde jag så gott som dagligen med eklöven under perioden 7.5. – 29.6. Utvecklingsstadiet beskrev jag med en enkel, sjugradig skala (tabell 1).

**Tabell 1:** Eklövens utveckling under våren beskriven med en sjugradig skala (0 – 6).

nivå	kännetecken	
0	inget grönt på knopparna	
1	lite grönt börjar spricka fram	
2	mera grönt spricker fram	
3	löven bildar en ljusgrön, fransig bukett	
4	löven sårar på sig	
5	skottpartierna mellan löven växer ut	
6	löven fullt utvecklade, mörkgröna	



## 2.4 Statistiska metoder

För att undersöka hur lövens utveckling varierade mellan ekar i olika klimat och av olika genotyp använde jag mig av en generaliserad linjär modell. Jag inriktade mig specifikt på läget 18.5. eftersom detta datum erbjöd den bästa upplösningen: I detta skede fördelade sig ekarna på flera olika utvecklingsnivåer både inuti växthuset och utanför. Här utarbetade jag en modell av antalet träd på en viss nivå som en funktion av trädets genotyp, klimat (utanför vs inuti växthuset), utvecklingsnivå (0-6; jfr tabell 1) och interaktionerna genotyp  $\times$  klimat, klimat  $\times$  nivå samt genotyp  $\times$  nivå. I denna modell är interaktionerna klimat  $\times$  nivå samt genotyp  $\times$  nivå av största intresse, då de avslöjar huruvida antalet träd i en viss kategori skiljer sig mellan olika klimat (termen klimat  $\times$  nivå) och mellan olika genotyper (termen genotyp  $\times$  nivå). Eftersom responsen var ett antal antog jag att mina data var Poisson-fördelade och tillämpade därför en logaritmisk länkfunktion.

För att undersöka klimatets inverkan på fenologin hos insekterna räknade jag hur många insekter som kläcktes i respektive klimat per tidsenhet med start 7.5. För ekbladguldmalen noterade jag antalet kläckta individer per fyradagarsperiod, för större ekluggmalen, gulspetsade ekguldmalen och steklarna antalet kläckta individer per vecka. (Denna skillnad i resolution återspeglar skillnader i längden på kläckningsperioden för respektive art.) Därefter jämförde jag antalet kläckta insekter per tidsperiod inuti och utanför växthuset med ett separat Kolmogorov–Smirnov-test per fjärilsart och ett för alla stekelsläkten tillsammans.

Då jag hade upptäckt en andra generation av större ekluggmal undersökte jag om dess frekvens skiljde sig mellan växthuset och klimatet utanför. Detta gjorde jag med hjälp av Fischers tudelade exakta test. Jag gjorde två test: I det ena fallet jämförde jag antalet ekar som jag hade upptäckt en andra generation på, och i det andra antalet minor som gett upphov till en andra generation.

Vidare undersökte jag hur olika faktorer påverkade transplantationsframgången, dvs. huruvida de fjärilar som jag hade transplanterat på en ek gav upphov till någon avkomma i form av minor. Här utarbetade jag en generaliserad linjär modell utgående från förekomsten av minor (0/1) som en funktion av trädets genotyp, klimat (utanför vs inuti växthuset) samt av interaktionen mellan dessa faktorer (genotyp  $\times$  klimat). Eftersom

responsen var av typen 0 (inga minor observerade) versus 1 (minor observerade) antog jag att mina data var binomialfördelade och tillämpade därför en logistisk länkfunktion.

Slutligen koncentrerade jag mig på det subsampel av ekar på vilka minor hade uppkommit (responskategori 1 ovan). Här byggde jag en modell av antalet minor som en funktion av trädets genotyp, klimat (utanför vs inuti växthuset) samt av interaktionen mellan dessa faktorer (genotyp  $\times$  klimat). Då responsen var ett antal antog jag att mina data var Poissonfördelade och tillämpade därför en logaritmisk länkfunktion.

För att utvärdera inverkan av klimatet och trädets genotyp på fjärilslarvernars vikt vid höstens utgång utarbetade jag en generaliserad linjär modell av mina viktdata som en funktion av trädets genotyp, klimat (utanför vs inuti växthuset) samt specifik ekindivid (nästlad under genotyp  $\times$  klimat). Här antog jag att vikterna var normalfördelade och tillämpade därför en identisk länkfunktion. De passade medeltalen (eng. least squares means) ur denna modell använde jag i en tilläggsanalys: För att utvärdera hur trädets fenologi verkade på larvernars vikt granskade jag korrelationen mellan larvernars medelvikt och värdrädets utvecklingsnivå (jfr tabell 1) 18.5. med Spearmans test.

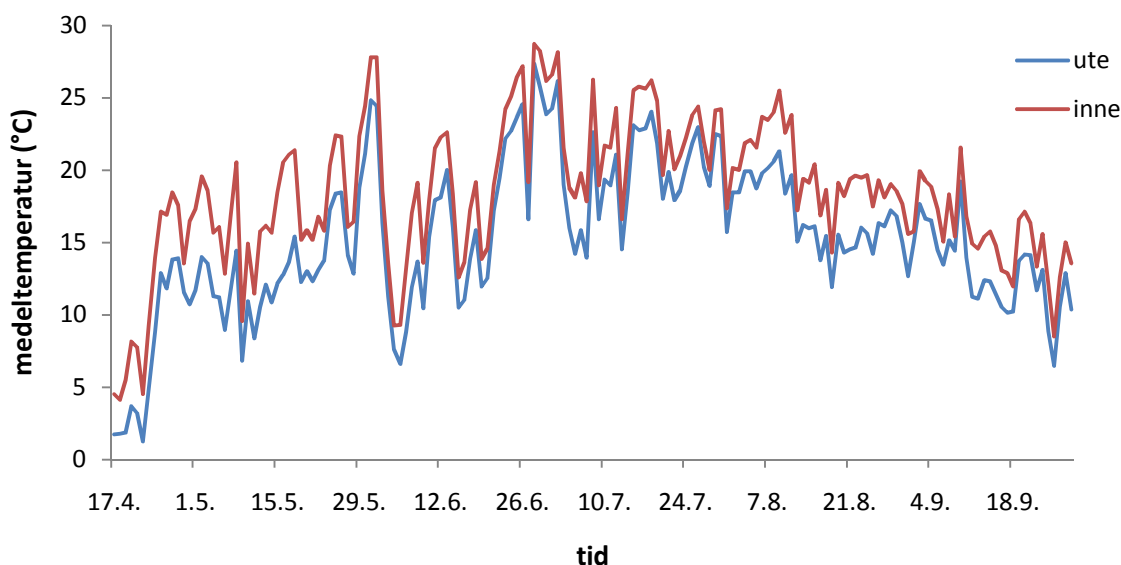
Samtliga generaliserade linjära modeller passade jag till mina data i samarbete med min handledare Tomas Roslin. Här använde vi oss av programmet SAS for Windows v. 9.1.3 (proc GLM för normalfördelat data och proc genmod för övriga responser). De övriga analyserna gjorde jag själv med hjälp av programmet Statistix 9.

### 3. RESULTAT

#### 3.1 Temperaturen

Under hela mätperioden 17.4.–28.9. var dygnets medeltemperatur högre inuti växthuset än utanför (bild 7). I genomsnitt var skillnaden i dygnets medeltemperatur mellan förhållandena inuti och utanför växthuset 3,19°C. I växthuset sjönk temperaturen under 0°C några nätter i slutet av april, vilket i maj ledde till att en värmebläkt togs i bruk inne i växthuset. Utomhus förekom nattfrost ännu i början av juni. Även under sensommaren sjönk temperaturen vissa nätter till endast ett par värmegrader. I växthuset steg temperaturen dagtid ofta till över 40°C. Under perioden 21.6.–15.8. överskred dagens högsta temperatur så gott som dagligen 40°C och under de varmaste perioderna överskred den 50°C. Utomhus var de högsta dagstemperaturerna kring 35°C och de överskred sällan 40°C. (Bilaga 1 visar temperaturen under hela fältexperimentet samt de högsta och lägsta dygnstemperaturerna inuti växthuset och utanför.)

Inuti de individuella fjärilsburarna kring ekarna (jfr bild 4) var temperaturen något högre än i den omkringliggande fria luften. Skillnaden mellan temperaturen i buren och omkring den var 0,27°C i växthuset och 0,65°C utomhus. (Bilaga 2 visar medeltemperaturen inne i burarna och utanför dem samt de högsta och lägsta dygnstemperaturerna i burarna och utanför dem.)



**Bild 7:** Dygnets medeltemperatur utanför och inuti växthuset under perioden 17.4.–28.9.

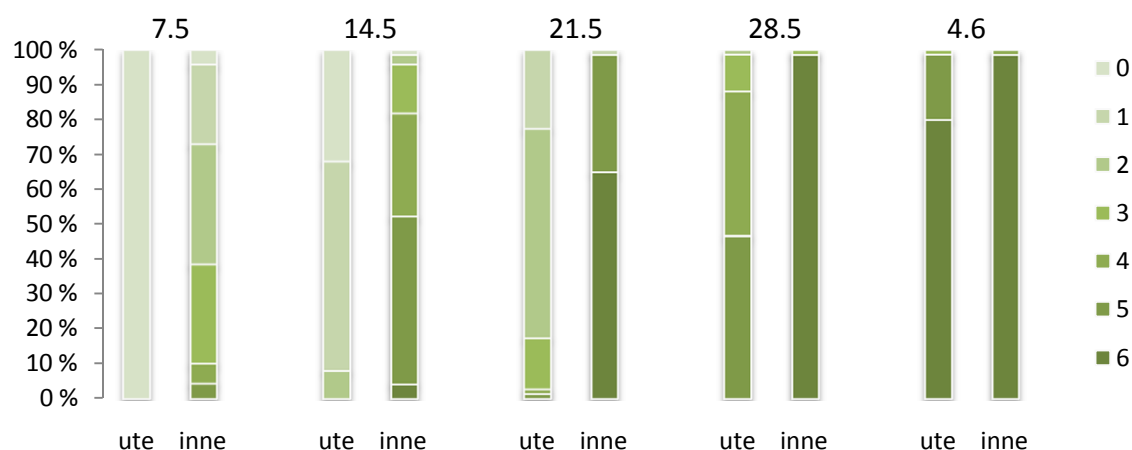
## 3.2 Inverkan av klimatförändringen på organismerna

### 3.2.1 Inverkan på ekarna

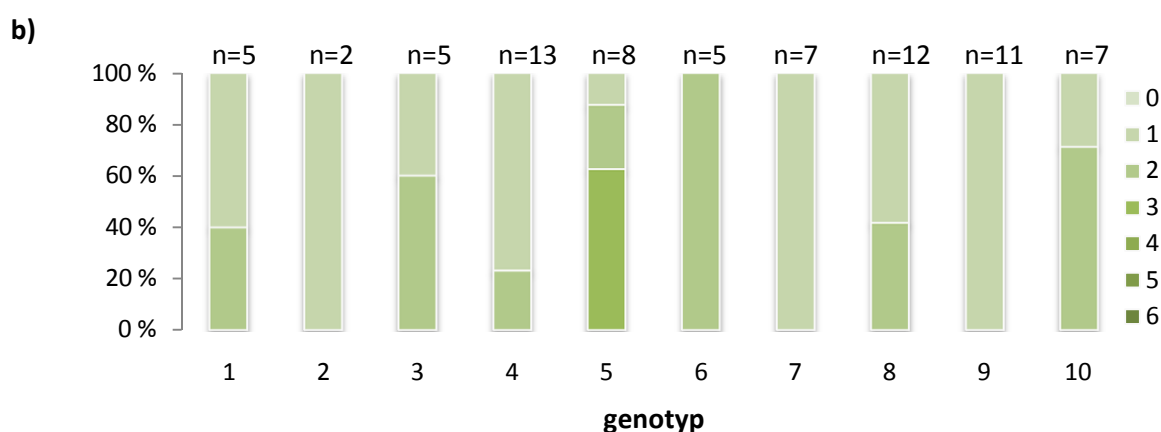
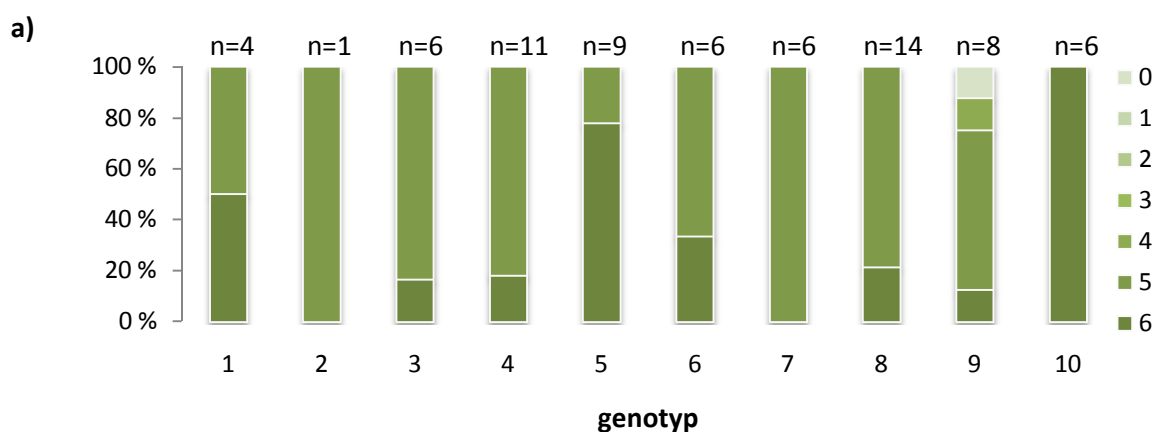
Ekarna utvecklades klart snabbare inuti det varma växthuset än utanför det. Då spridningen var som störst, 18.5., hade ekarna inuti växthuset längre utvecklade löv än ekarna utomhus (bild 8). Tidpunkten för när en viss ek fick löv varierade signifikant med både klimat och genotyp (tabell 2; bild 8; bild 9). Inne i växthuset hade över 50 % av ekarna löv som åtminstone nått utvecklingsnivå tre (jfr tabell 1) 8.5. medan 50 % av ekarna utomhus hade nått nivå tre 24.5. Dessutom upptäckte jag en större spridning i utvecklingen hos ekarna inuti växthuset än hos ekarna utomhus. Inuti växthuset fanns det 8.5. ekar med löv på alla nivåer från noll till fem medan det utomhus 24.5. endast fanns ekar med löv på nivå två, tre och fyra.

**Tabell 2:** Generaliserad linjär modell av eklövens utveckling som en funktion av trädets egenskaper (genotyp och utvecklingsnivå) och av det omgivande klimatet. Interaktionen klimat  $\times$  nivå anger i vilken mån antalet träd i en viss utvecklingskategori (se tabell 1) skiljer sig mellan olika klimat och interaktionen genotyp  $\times$  nivå i vilken mån antalet träd i en viss kategori skiljer sig mellan träd av olika genotyper.

Faktor	$\chi^2$	df	P
Ekens genotyp	17,02	8	0,03
Klimat	0,06	1	0,80
Nivå	92,73	6	< 0,0001
Genotyp $\times$ klimat	1,58	8	0,99
Klimat $\times$ nivå	189,28	6	< 0,0001
Genotyp $\times$ nivå	110,98	48	< 0,0001



**Bild 8:** Klimatets inverkan på ekarnas fenologi. Här visas eklövens utveckling utanför och inuti växthus med en veckas intervall utan att beakta genotyp (jfr bild 9). Se tabell 1 för en beskrivning av nivåerna 0-6.

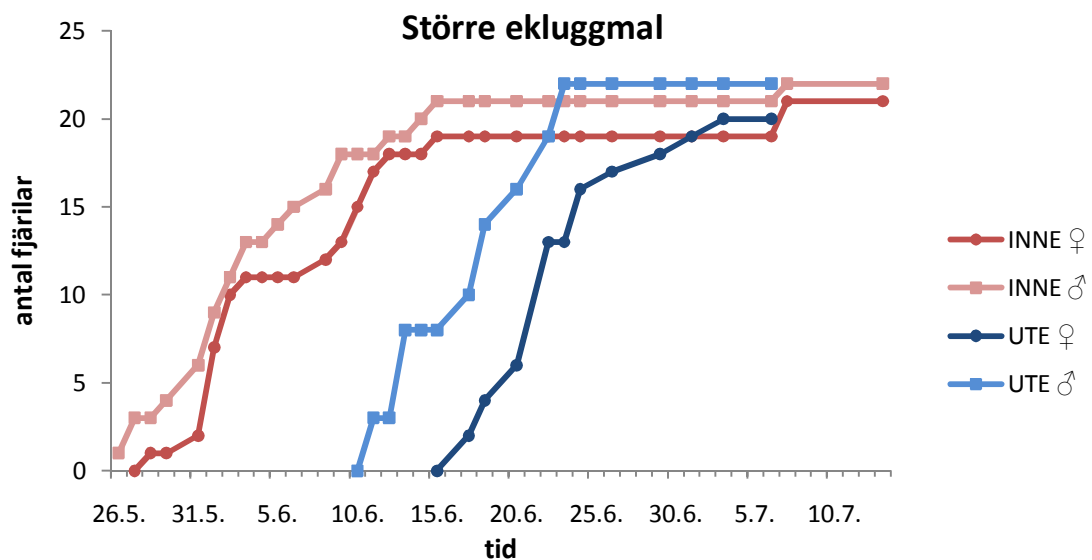


**Bild 9:** Genotypens inverkan på ekens fenologi. Bilden visar hur långt löven har utvecklats på ekar av olika genotyp 18.5. a) inne i växthus och b) utomhus. Se tabell 1 för en beskrivning av nivåerna 0-6.

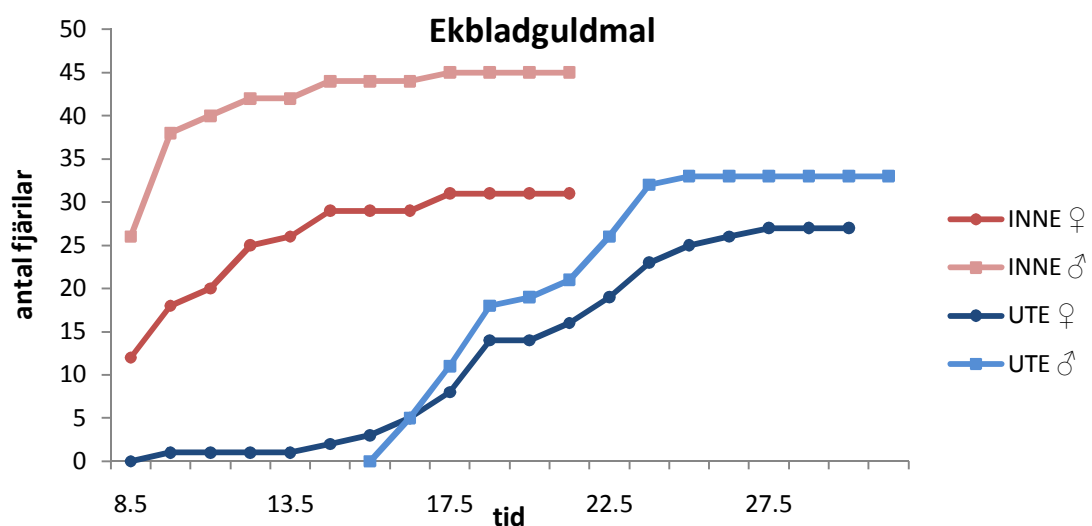
### 3.2.2 Inverkan på insekterna

Under våren och försommaren kläcktes 143 fjärilar och 50 parasitsteklar inne i växthuset samt 122 fjärilar och 45 steklar utomhus. Både fjärilarna och parasitsteklarna kläcktes tidigare inne inuti växthuset än utanför (Kolmogorov-Smirnov: större ekluggmal:  $D = 0,77$ ,  $df = 6$ ,  $p < 0,001$ ; ekbladguldmal:  $D = 0,93$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0,001$ ; gulspetsad ekguldmal:  $D = 0,68$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,0002$ ; steklar:  $D = 0,55$ ,  $df = 10$ ,  $p < 0,001$ ; bild 10). Större ekluggmalen kläcktes i genomsnitt 14 dagar tidigare, guldmalarna 11 dagar tidigare och steklarna 15 dagar tidigare i växthuset än utanför.

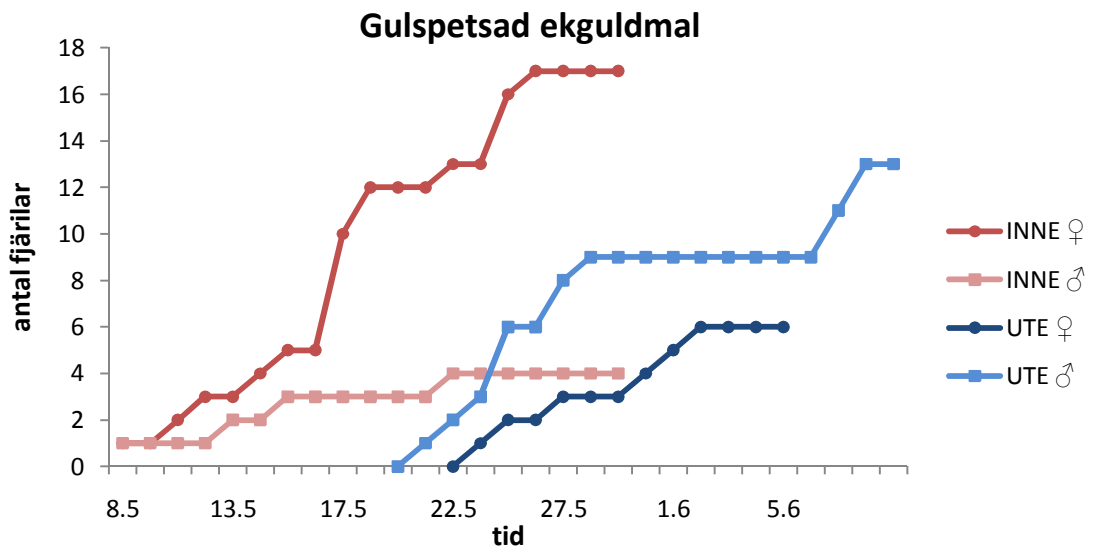
a)



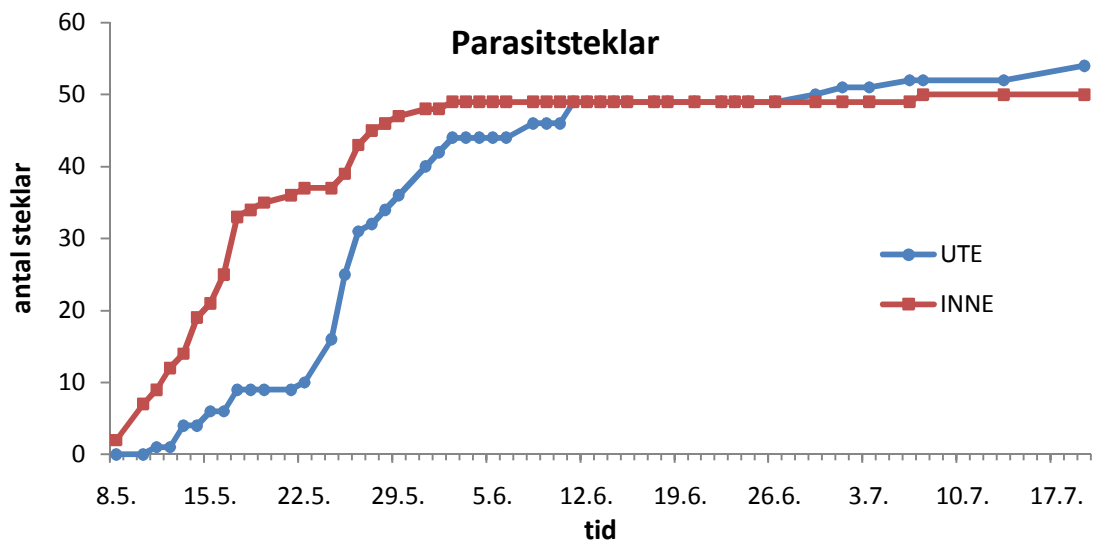
b)



c)



d)



**Bild 10:** Kumulativa kläckningskurvor för a) större ekluggmal, b) ekbladguldmal , c) gulspetsad ekguldmal och d) parasitsteklar. Notera att axlarnas ändpunkter skiljer sig mellan diagrammen.

Sammanlagt transplanterade jag större ekluggmal på 40 ekar. På 17 av dessa ekar hittade jag senare minor av arten. Varken klimatet eller trädets genotyp hade någon skönjbar inverkan på om det bildades minor eller ej (tabell 3). Inte heller i fråga om hur många minor det bildades på en ek kunde jag urskilja någon effekt vare sig av klimatet eller av trädets genotyp (tabell 3).

**Tabell 3:** Generaliserad linjär modell av a) uppkomsten av minor på löven och b) antalet minor på ekarna som hade åtminstone en mina, som en funktion av värdträdets genotyp och av det omgivande klimatet.

a)

Faktor	$\chi^2$	df	P
Ekens genotyp	1,11	7	0,35
Klimat	0,26	1	0,61
Genotyp $\times$ klimat	0,58	3	0,63

b)

Faktor	$\chi^2$	df	P
Ekens genotyp	12,88	8	0,12
Klimat	0,39	1	0,53
Genotyp $\times$ klimat	10,42	7	0,17

Inne i växthuset upptäckte jag mot slutet av sommaren en andra generation fjärilar på sju av de nio ekarna med minor av större ekluggmal. På dessa ekar hade ändå bara en del av minorerna kläckts i form av en andra generation. Sammanlagt hittade jag 49 kläckta minor bland totalt 345 minor inomhus. Utomhus saknades den andra generationen helt. Både vad beträffar andelen ekar och andelen minor som gav upphov till en andra generation upptäckte jag en skillnad mellan förhållandena inuti växthuset och utanför (Fishers tudelade exakta test: ekar:  $p = 0,002$ ; minor:  $p < 0,0001$ ).

Klimatet hade också en signifikant inverkan på larvernans vikt hos större ekluggmalen. Vid slutet av experimentet vägde larverna av den första generationen mera inuti växthuset (1,503 mg) än utanför (1,187 mg) (tabell 4; bild 11). Ekens genotyp hade ingen klar inverkan på larvernans vikt men vilken specifik ekindivid larven hade vuxit på påverkade däremot vikten (tabell 4; bild 12). Denna effekt kan sannolikt härledas till skillnader i

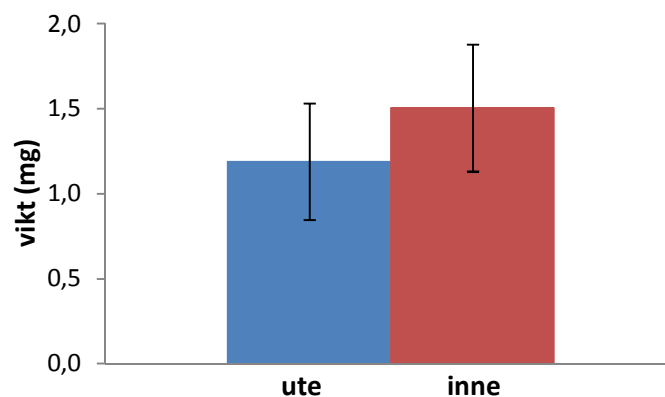


individernas fenologi eftersom larverna växte sig större på ekar med tidigare lövsprickning (Spearman:  $r_s = 0,8942$ ,  $df = 15$ ,  $p < 0,01$ ; bild 12).

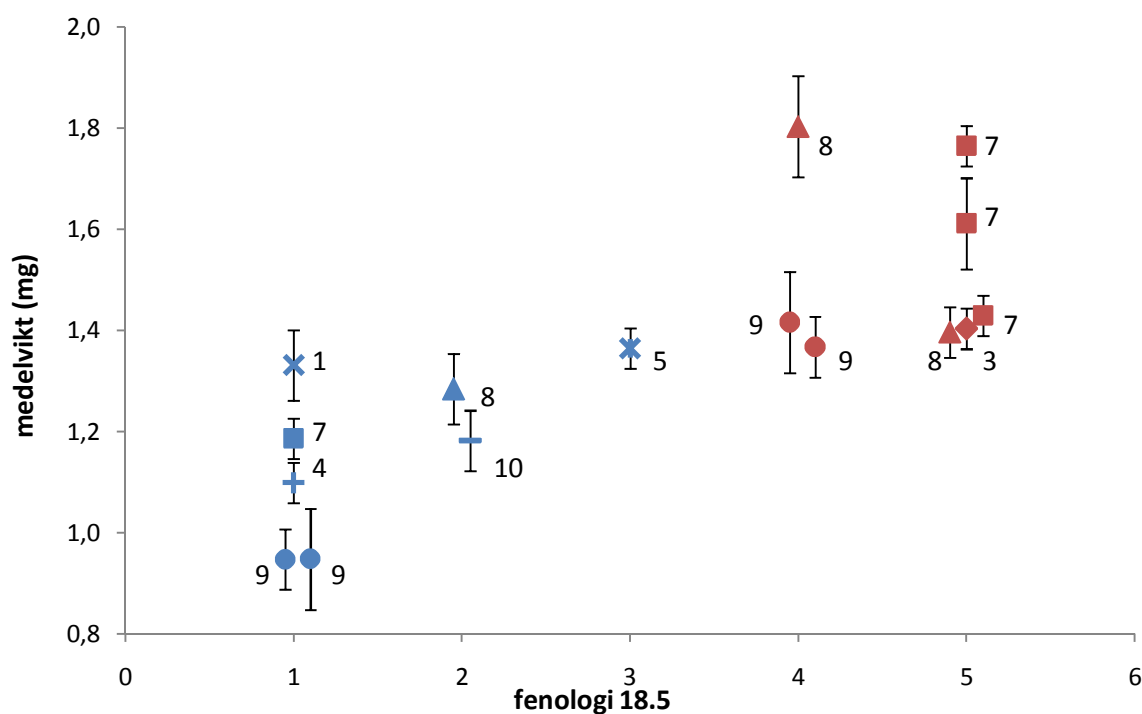
Guldmalar transplanterade jag på 75 ekar men här var transplantationsframgången betydligt lägre: Sammanlagt hittade jag guldmalsminor på bara tre ekar. Därmed gjorde jag inga vidare analyser av klimatförändringens inverkan på släktet *Phyllonorycter*. Också transplantationen av parasitsteklar misslyckades: Här påträffades inte en enda parasiterad värdindivid.

**Tabell 4:** Generaliserad linjär modell av vikten hos fullväxta larver av större ekluggmal som en funktion av värdträdets genotyp och av det omgivande klimatet.

Faktor	$\chi^2$	df	P
Ekens genotyp	8,13	7	< 0,0001
Klimat	62,93	1	< 0,0001
Genotyp $\times$ klimat	0,59	2	0,55
Träd (genotyp $\times$ klimat)	9,01	5	< 0,0001



**Bild 11:** Medelvikten hos larver av större ekluggmal ( $\pm$ SD) på ekar utanför och inuti växthuset.



**Bild 12:** Medelvikten hos larver av större ekluggmal versus värdträdets fenologi (lövutvecklingens nivå 18.5.). Varje symboltyp motsvarar en specifik genotyp och genotyperna är utmärkta med siffror. De blåa markeringarna står för ekar utomhus och de röda för ekar i växthuset. För att göra närbelägna observationer åtskiljbara har jag justerat dem med upp till 0,1 enheter i horisontalplanet (alla ursprungliga observationer är heltal, jfr tabell 1 där också en närmare beskrivning av nivåerna 0-6 finns).

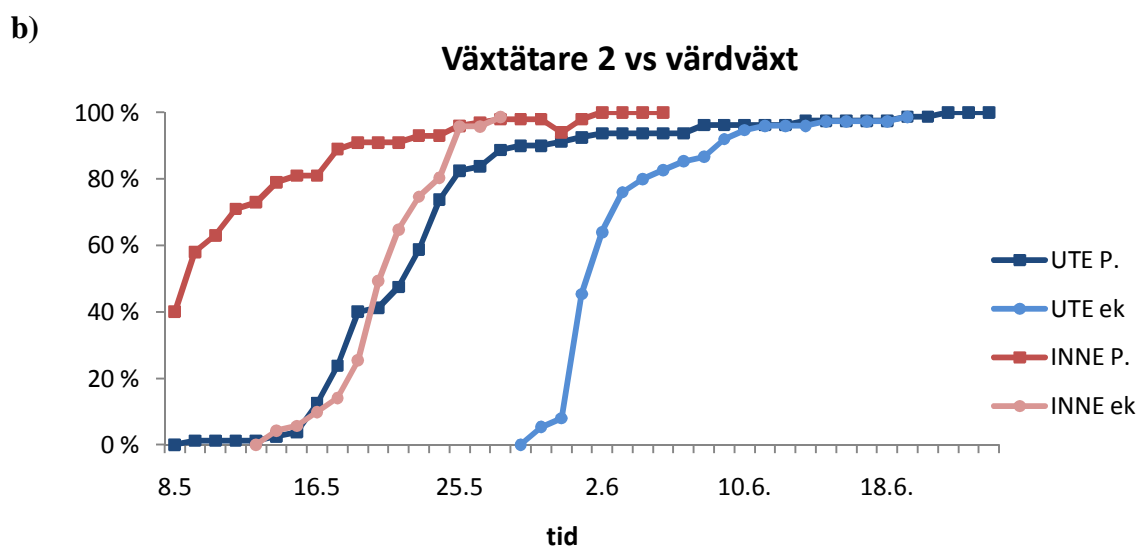
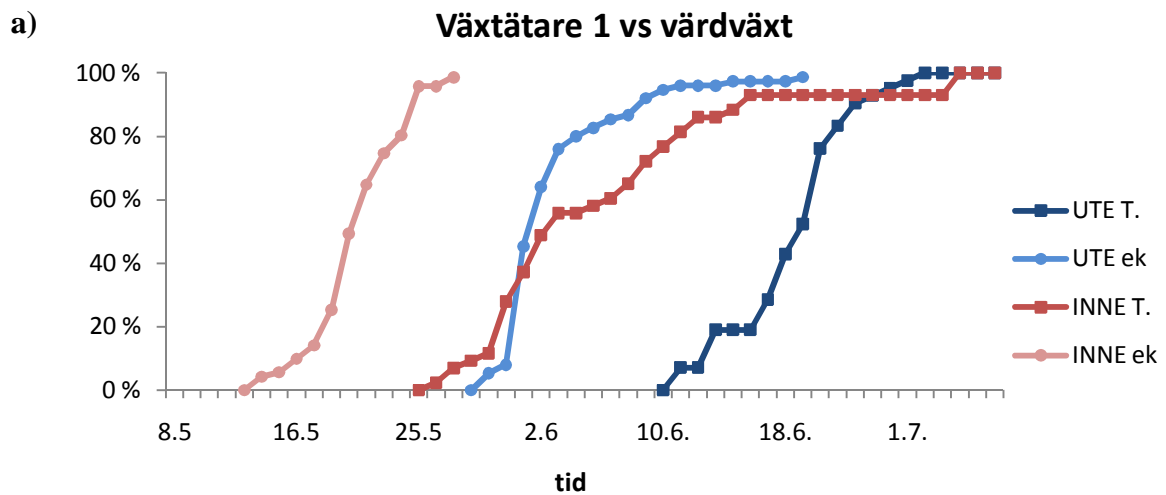
### 3.2.3 Inverkan på synkronismen mellan arterna

Då guldmalarna började kläckas var eknopparna fortfarande rätt utvecklade. Då kläckningen började fanns det få ekar vars löv började ta form (dvs. hade uppnått nivå tre, jfr tabell 1). I växthuset kläcktes guldmalarna lite senare i förhållande till ekarna än utomhus. När löven började ta form inne i växthuset hade 40 % av guldmalarna kläckts medan motsvarande siffra utomhus var ca 65 %. Samma mönster kunde ses när löven hade utvecklats till den högsta nivån i respektive klimat: Då hade dryga 70 % av guldmalarna kläckts inuti växthuset medan motsvarande siffra utomhus var 90 % (bild 13).

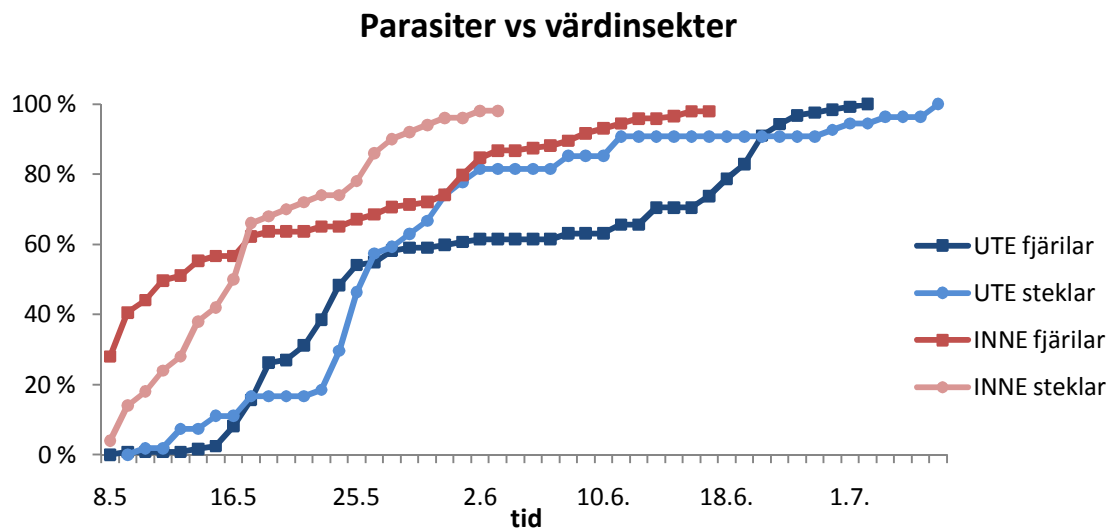
Mellan ekarna och större ekluggmalen skedde ingen rubbning i synkronismen. Efter att de första ekarna hade fått fullt utvecklade löv inne i växthuset tog det ännu 12 dagar innan de första större ekluggmalarna kläcktes. Utomhus var motsvarande tidsintervall 13 dagar. Då

större ekluggmalen började kläckas i respektive klimat skedde det synkroniserat med lövsprickningen: då detta inträffade hade ca 95 % av ekarna fullt utvecklade löv (bild 13).

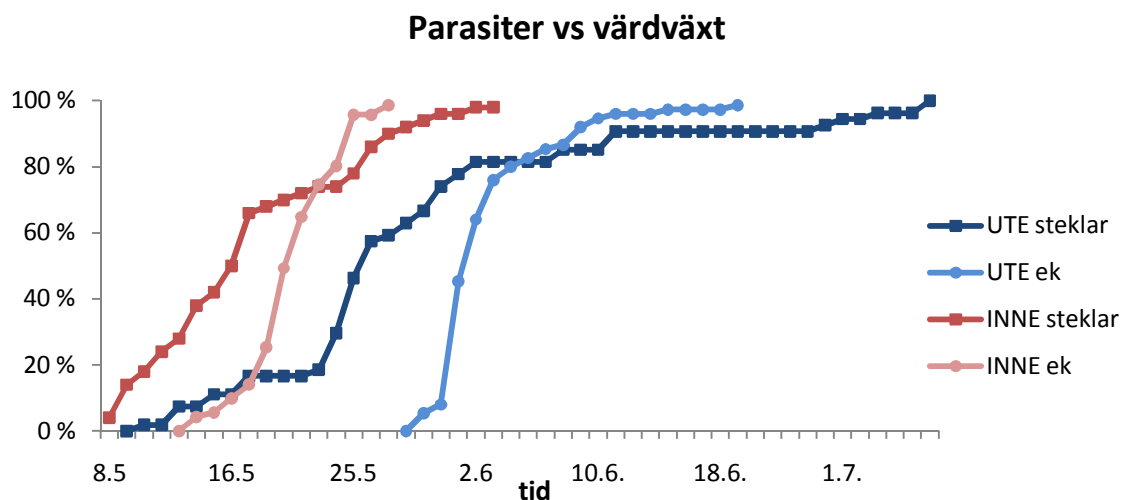
Inuti växthuset kläcktes steklarna något tidigare i förhållande till ekarnas lövutveckling än utanför. Inomhus hade 50 % av alla steklar kläckts då löven började ta form; ute var motsvarande siffra 17 %. Däremot verkade synkronismen bibehållas mellan steklarna och fjärilarna trots det förändrade klimatet. Både inne i växthuset och utomhus kläcktes de första steklarna ungefär samtidigt som de första fjärilarna och likaså avslutades kläckningen ungefär samtidigt för både steklarna och fjärilarna i de båda klimaten (bild 13).



c)



d)



**Bild 13:** Synkronismen mellan olika trofinivåer inuti och utanför växthuset under perioden då insekterna kläcktes och ekarna fick löv (8.5. – 19.7.). Diagrammen 17a och 17b visar synkronismen mellan växtätare och värdväxter dvs. andelen kläckta fjärilar och andelen ekar med fullt utvecklade löv (nivå 6; jfr tabell 1). I 17a ses mönster för fjärilar i släktet *Tischeria* (större ekluggmal) och i 17b för fjärilar i släktet *Phyllonorycter* (guldsmalar). Diagram 17c visar synkronismen mellan parasiter och värdinsekter, dvs. andelen kläckta fjärilar (alla arter) och andelen kläckta steklar. Diagram 17d visar synkronismen mellan parasiter och värdväxter dvs. andelen kläckta steklar och andelen ekar med fullt utvecklade löv.

## 4. DISKUSSION:

### HUR FÖRÄNDRAS VÄXELVERKAN MELLAN ARTERNA I FRAMTIDEN?

Min studie visar att en förändring i klimatet kan påverka den tidpunkt vid vilken olika organismer blir aktiva på våren, hur stora insektindividerna växer sig och hur många generationer vissa insektarter hinner med per år. Den visar också att klimatförändringen i viss mån påverkar synkronismen mellan värdväxter och växtätare. Däremot kan min studie inte påvisa några drastiska påföljder av dessa förändringar i synkronismen.

#### 4.1 Fenologiska förändringar

##### *4.1.1 Tidigarelagd aktivitet på våren och synkronism mellan arterna*

I överensstämmelse med tidigare forskning (Crawley & Akhteruzzaman 1988; van Dongen m.fl. 1997) visar min studie att tidpunkten för lövsprickningen hos en ek är beroende av både genotyp och mikroklimat; ekarnas fenologi skiljde sig markant mellan de två klimaten och mellan olika genotyper. Också i naturen har lövsprickningen hos eken blivit allt tidigare under de senaste 25 åren (Visser m.fl. 1998), i takt med att klimatet har blivit varmare (IPCC 2007 a). I detta sammanhang visar mina observationer emellertid på en ny dimension. Då klimatet blir varmare accentuerar nämligen skillnader i fenologin mellan olika individer; jag fann en större spridning av individerna på olika utvecklingsnivåer i ett varmare klimat. Då löven utvecklas vid olika tidpunkter hos olika ekindivider är det svårare för växtätarna att upprätthålla synkronism med ekarna (Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003). I ett varmare klimat kan det kanske därmed bli svårare för populationer av växtätare att upprätthålla synkronism med ekpopulationer.

Då klimatet blir varmare kläcks också insekter tidigare (Sparks & Yates 1997). Det är främst temperaturerna under vintervintern och våren som påverkar när olika fjärilsarter börjar flyga (Sparks & Carey 1995; Roy & Sparks 2000). Tidigare forskningsresultat har visat att sådana fjärilsarter som övervintrar i puppstadiet kan dra större nytta av de varmare våarna och tidigare lägga sin kläckning mer än arter som övervintrar i larvstadiet (Forister &

Shapiro 2003). Här visar min studie dock ett motsatt mönster eftersom större ekluggmalen övervintrar som larv men ändå tidigarelade sin kläckning mera än guldmalarna som övervintrar som puppor.

Vad beträffar synkronismen mellan parasiterna och de övriga trofinivåerna förblev mina resultat något ofullständiga. Då jag av praktiska orsaker inte kunde arbeta på artnivå var jag tvungen att slå ihop flera stekelarter som sannolikt skiljer sig till sin specifika fenologi. På en allmän nivå förefaller det dock som om synkronismen mellan steklarna och ekarna rubbades något av ett varmare klimat medan synkronismen mellan steklarna och fjärilarna såg ut att bibehållas.

Det finns olika uppfattningar om hur klimatförändringen har påverkat synkronismen mellan fjärilar och ek under de senaste decennierna (Buse & Good 1996; Visser & Holleman 2001). Min studie visar att resultaten kan variera från art till art. Synkronismen verkar nämligen bibehållas mellan eken och större ekluggmalen medan synkronismen mellan ekarna och guldmalarna rubbas något av ett varmare klimat. Vad beträffar både guldmalarna och steklarna misslyckades förökningen i experimentet, vilket är intressant med tanke på att det var för just dessa insekter som synkronismen med ekarna rubbades. Kanske kan denna rubbning vara en bidragande orsak till den dåliga förökningsframgången (Hunter & Elkinton 2000)? Här bör dock påpekas att förökningen misslyckades i bäge klimat vilket utesluter längre gående slutsatser.

#### *4.1.2 Ökad tillväxt hos fjärilslarverna*

Mina resultat påvisar att ett varmare klimat kan påverka individutvecklingen hos växtätarna. Hos större ekluggmalen vägde de fullväxta larverna mera inuti växthuset än utanför. Denna observation överensstämmer med allmänna antaganden om att en högre temperatur får insekter att växa snabbare (Williams m.fl. 2003) och att en längre sommarsäsong kan förlänga insekternas aktiva period (Roy & Sparks 2000). Således hade larverna längre tid för att växa till sig i växthuset. Mitt resonemang motsäger tidigare forskningsresultat som har visat att larver av andra eklevande fjärilsarter blir mindre till storleken då klimatet blir varmare (Buse m.fl. 1998).

Vad den observerade viktökningen hos större ekluggmalens larver beträffar kan den eventuellt ha en effekt på individernas fortplantning. Tidigare forskning har visat att storväxta insektindivider har bättre förökningsframgång än småväxta (van Dongen m.fl. 1998; van Dongen m.fl. 1999; detta gäller ett stort antal insektarter). Larvernas vikt avspeglar alltså deras framtida förökningsframgång. I ett varmare klimat kan större ekluggmalen kanske uppnå en större förökningspotential än i dagens läge.

För framtida forskning kunde detta mönster som jag upptäckte hos större ekluggmalen erbjuda grunden för intressanta jämförelser med guldmalarna vars synkronism med värdväxten påverkades mera av klimatet. Tidigare forskning har nämligen visat att insekters vikt minskar då synkronismen med värdväxten rubbas (van Dongen m.fl. 1997; van Dongen m.fl. 1998). Tyvärr misslyckades guldmalarnas fortplantning helt i mitt experiment men en förbättrad försöksupställning kunde ge klarare resultat.

#### *4.1.3 Flera generationer per år*

I södra Finland lever större ekluggmalen på den norra gränsen av sitt utbredningsområde (Bengtsson 2008). Min studie visar att artens livscykel kan påverkas av en klimatförändring på dessa breddgrader. I ett varmare klimat kan större ekluggmalen få fler än en generation per år.

Att insektarter kan få olika många generationer per år på olika breddgrader är i sig ett känt fenomen (Bengtsson 2008; Braune m.fl. 2008; Välimäki m.fl. 2008). Populationer på sydligare breddgrader kan ha flera generationer per år, medan populationer längre norrut kan ha färre eller en enda generation per år (Braune m.fl. 2008; Välimäki m.fl. 2008). Orsakerna står att söka i skillnader i temperatur- och ljusförhållanden mellan breddgraderna (Braune m.fl. 2008).

Det finns också arter som har olika antal generationer olika år även om populationen hela tiden befinner sig på en och samma breddgrad (Roy m.fl. 2001; Altermatt 2010). Speciellt då årets första generation gynnas av vädret och utvecklas snabbt eller inleder sin aktiva säsong tidigare än vanligt kan flera generationer uppkomma (Altermatt 2010). Varmare temperaturer har en speciellt positiv inverkan på antalet generationer per år (Tobin m.fl. 2008).

De flesta observationer av nya generationer till följd av klimatförändringen berör arter som redan tidigare har haft flera generationer per år (multivoltina arter) och som nu har ökat antalet ytterligare (Tobin m.fl. 2008; Altermatt 2010). Det finns också belägg för att arter som bara har en generation per år (univoltina arter) kan få flera generationer då klimatet blir varmare (Steinbauer m.fl. 2004). Min observation av en utökning från en till två generationer per år hos större ekluggmalen är en av de första vad beträffar univoltina fjärilspopulationer på finländska breddgrader.

En ökning av antalet generationer per år kan leda till förändringar i synkronismen med andra arter. I det här sammanhanget kan emellertid ett ökat antal generationer leda till reducerat beroende av värdväxtens fenologiska fönster; en art med flera generationer kan kompensera förluster under första generationen med en andra generation (Forkner m.fl. 2008). Vad synkronismen mellan fjärilar och parasiter beträffar kan synkronismen rubbas av att fjärilen får flera generationer per år ifall parasiten inte ökar sitt generationsantal. Om båda arterna däremot ökar antalet generationer kan synkronismen bibehållas och mängden interaktioner mellan värd och parasit per år öka (Yamamura & Kiritani 1998). I min studie fanns det de facto inte parasiter som kunde angripa den andra generationen av större ekluggmal. Den generationen fick alltså vara i fred för parasiter. Här bör det dock noteras att steklarnas förökning totalt misslyckades i mitt experiment. Därmed kan min studie inte belysa steklarnas möjligheter att bilda två generationer per år i ett varmare klimat.

Då en art får flera generationer än vanligt blir det kritiskt för den sista generationen att hinna utvecklas innan väderförhållandena blir för ogynnsamma på hösten (Roff 1980). I min studie såg det här ut att bli ett problem för större ekluggmalen eftersom minorerna av den andra generationen fortfarande var små då eklöven började gulna. Om större ekluggmalen ska hinna med två generationer per år på finländska breddgrader måste alltså sommarsäsongen förlängas mer än den gjorde i mitt fältexperiment. Mina studier erbjuder dock inte underlag för långt gående slutsatser vad beträffar effekten av flera generationer hos större ekluggmalen i ett framtida, varmare klimat. För det första var temperaturen inne i växthuset högre än de som förutspås under de närmaste decennierna (IPCC 2007 a), och för det andra skedde temperaturökningen i experimentet plötsligt från ett år till ett annat i stället för gradvis vilket är fallet i naturen. Större ekluggmalen hade m.a.o. inte möjlighet att adaptera till de förändrade förhållandena.



## 4.2 Förändringar i kvaliteten på födan

Förutom en direkt inverkan av temperaturen påverkas fjärilarna också indirekt av klimatförändringen genom dess effekt på ekarnas fenologi. Yngre eklöv anses allmänt erbjuda bättre föda än äldre (Feeny 1970; Cates 1980; Marino & Cornell 1993) men exakt vilka kemiska beståndsdelar som påverkar insekterna mest finns det olika uppfattningar om (Feeny 1970; Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003; Salminen m.fl. 2004; Gripenberg m.fl. 2007). Det förefaller åtminstone som om kväve- och vattenhalten i löven sjunker under sommaren (West 1985). Äldre löv är dessutom tjockare än yngre (Feeny 1970) och de är ofta skadade av andra växtätare, vilket kan försvåra fjärilarnas äggläggning på löven (Marino & Cornell 1993). Hur bra eklöven lämpar sig som föda för fjärilarna styrs delvis av genotypen (Simchuk 2008) vilket partiellt återspeglar variation i lövens ålder eftersom genotypen påverkar när löven slår ut och därmed hur gamla de är när fjärilen lägger ägg på dem (Crawley & Akhteruzzaman 1988; Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003).

I motsats till detta resonemang kan min studie emellertid inte påvisa att genotypen påverkar vare sig larvernans vikt eller uppkomsten av minor på löven. Dessutom tyder min studie på att äldre löv lämpar sig bättre som föda för insekter eftersom larverna växte sig större på träd med en tidig lövsprickning. Det var därmed svårt att skilja på effekten av genotyp och effekten av individ inom genotypen. Även om de nuvarande resultaten således tyder på att vikten varierade mera mellan olika ekindivider än mellan olika genotyper behövs ett mera balanserat material för att bestyrka detta mönster. Att variationen i lövens lämplighet som föda för insekter är stor på rätt fin nivå (mellan värdväxtindivider och t.o.m. mellan olika delar av en och samma individ) stöds av tidigare resultat (Gripenberg & Roslin 2005; Roslin m.fl. 2006; Gripenberg m.fl. 2007).

## 4.3 Slutsatser

I överensstämmelse med andra studier (t.ex. Visser & Holleman 2001; Parmesan 2007; Forkner m.fl. 2008) påvisar min studie att en klimatförändring kan leda till en rubbning i synkronismen mellan olika arter. Tidigare studier har visat att en sådan rubbning ofta för med sig drastiska förändringar i tillgången på föda för många arter (Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003; van Nouhuys & Lei 2004; van Asch m.fl. 2007). På grund av flera

metodologiska tillkortakommanden kan min studie dock inte till fullo bestyrka de här resultaten. Den visar ändå på intressanta skillnader mellan olika arter: Att synkronismen mellan större ekluggmalen och dess värdväxt eken rubbades mindre än synkronismen mellan guldmalarna och samma värdväxt visar hur svårt det är att generalisera. För att förstå klimatförändringens påverkan på synkronismen mellan arter behöver vi forskningsresultat från större antalet arter och populationer.

Vad beträffar mina specifika studieobjekt påvisar mina resultat också att åldern på eklöven påverkar fjärilslarvernans tillväxt såsom tidigare har beskrivits för andra insektarter (Crawley & Akhteruzzaman 1988; Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003; Roslin & Salminen 2009). Vad beträffar större ekluggmalen är inverkan dock den motsatta jämfört med tidigare fynd: Här lämpar sig äldre löv bättre som föda än yngre löv. Slutligen visar min studie att klimatförändringen kan påverka många olika stadier i insekternas livscyklar i och med observationerna att större ekluggmalen får flera generationer per år i ett varmare klimat och att deras larver växer sig större. Att förstå hur klimatförändringen påverkar vår natur är sannerligen en stor utmaning.

## 5. TACK

Ett enormt tack till Tomas Roslin för all hjälp, alla goda råd och ett stort engagemang. Ett stort tack även till alla på Metla som hjälpte mig med fältextperimentet, speciellt Raimo Jaatinen och Piritta Lohela samt alla praktikanter. Tack till mamma, pappa och Eeva som lät mig låna bilarna när helst jag behövde dem, och till Eeva som hjälpte mig med bilderna. Tack även till alla andra som kommit med goda råd och hjälpt mig under arbetets gång, speciellt Bess Hardwick, Ayco Tack och Maria Vidberg.

Jag vill också tacka dem som har understött mitt arbete med stipendier: Helsingfors universitets fond Miljöns vänner, Societas pro Fauna et Flora Fennica och Entomologiska föreningen i Helsingfors.

## 6. LITTERATUR

- Altermatt, F. 2010: Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. — *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 277: 1281–1287.
- van Asch, M., van Tienderen, P., Holleman, L. & Visser, M. 2007: Predicting adaption of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. — *Global change biology* 13: 1596–1604.
- Askew, R. & Shaw, M. 1986: Parasitoid communities: their size, structure and development. — I boken: Waage, J. & Greathead, D. (red.), *Insect Parasitoids*, 13<sup>th</sup> Symposium of the Royal Entomological Society of London: 225–265. Academic Press, London. 389 s.
- Bale, J., Masters, G., Hodkinson, I., Awmack, C., Bezemer, T., Brown, V., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J., Farrar, J., Good, J., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T., Lindroth, R., Press, M., Symrnioudis, I., Watt, A. & Whittaker, J. 2002: Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. — *Global Change Biology* 8: 1–16.
- Bengtsson, B., ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet 2008: *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna (Fjärilar: Käkmalar – säckspinnare)*: 373. — Ruter, Laholm. 646 s.
- Bond, W. 1994: Keystone Species. — I boken Schulze, E-D & Mooney, H. (red.) *Biodiversity and ecosystem function*: 237–253. Springer, Tyskland. 525 s.
- Braune, E., Richter O., Söndgerath, D. & Suhling, F. 2008: Voltinism flexibility of a riverine dragonfly along thermal gradients. — *Global Change Biology* 14: 470–482.
- Buse, A. & Good, J. 1996: Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change. — *Ecological Entomology* 21: 335–343.
- Buse, A., Good, J., Dury, S. & Perrins, C. 1998: Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.). — *Functional Ecology* 12: 742–749.
- Cannon, R. 1998: The implications of predicted climate change for insect pests in the UK, with emphasis on non-indigenous species. — *Global Change Biology* 4: 785–796.
- Carson, W. & Root, R. 2000: Herbivory and plant species coexistence: Community regulation by an outbreaking phytophagous insect. — *Ecological Monographs* 70: 73–79.
- Cates, R. 1980: Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. — *Oecologia* 46: 22–31.
- Chinery, M. 1976: *Nordeuropas insekter*. — Albert Bonniers förlag, Stockholm. 371 s.

- Connor, E., Adams-Manison, R., Carr, T. & Beck, M. 1994: The effects of host plant phenology on the demography and population dynamics of the leaf-mining moth, *Camaria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae). — *Ecological Entomology* 19: 111–120.
- Crawley, M. & Akhteruzzaman, M. 1988: Individual variation in the phenology of oak and its consequences for herbivorous insects. — *Functional Ecology* 2: 409–415.
- Dewar, R. & Watt, A. 1992: Predicted changes in the synchrony of larval emergence and budburst under climate warming. — *Oecologia* 89: 557–559.
- van Dongen, S., Backeljau, T., Matthysen, E. & Dhondt, A. 1997: Synchronization of hatching date with budburst of individual host trees (*Quercus robur*) in the winter moth (*Operophtera brumata*) and its fitness consequences. — *Journal of Animal Ecology* 66: 113–121.
- van Dongen S., Matthysen E., Sprengers E., Dhondt A. 1998: Mate selection by male winter moths *Operophtera brumata* (Lepidoptera, Geometridae): adaptive male choice or female control? — *Behaviour* 135: 29–42.
- van Dongen, S., Sprengers, E., Löfstedt, C. & Matthysen E. 1999: Fitness components of male and female winter moths (*Operophtera brumata* L.) (Lepidoptera, Geometridae) relative to measures of body size and asymmetry. — *Behavioral Ecology* 10: 659–665.
- Feeny, P. 1970: Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. — *Ecology* 51: 565–581.
- Forister, M. & Shapiro, A. 2003: Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California. — *Global Change Biology* 9: 1130–1135.
- Forkner, R., Marquis, R., Lill, J. & le Corff, J. 2008: Timing is everything? Phenological synchrony and population variability in leaf-chewing herbivores of *Quercus*. — *Ecological Entomology* 33: 276–285.
- Fuhrer, J. 2003: Agroecosystem responses to combinations of elevated CO<sub>2</sub>, ozone, and global climate change. — *Agriculture Ecosystems & Environment* 97:1–20.
- Greathead, D. 1986: Parasitoids in classical biological control. — I boken: Waage, J. & Greathead, D. (red.), *Insect Parasitoids, 13<sup>th</sup> Symposium of the Royal Entomological Society of London*: 290–318. Academic Press, London. 389 s.
- Gripenberg, S. & Roslin, T. 2005: Host plants as islands: resource quality and spatial setting as determinants of insect distribution. — *Annales Zoologici Fennici* 42: 335–345.
- Gripenberg, S., Salminen, J-P & Roslin, T. 2007: A tree in the eye of a moth – temporal variation in oak quality and leaf-miner performance. — *Oikos* 116: 592–600.
- Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P. & Boivin, G. 2007: Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective.— *Annual Review of Entomology* 25: 107–126.

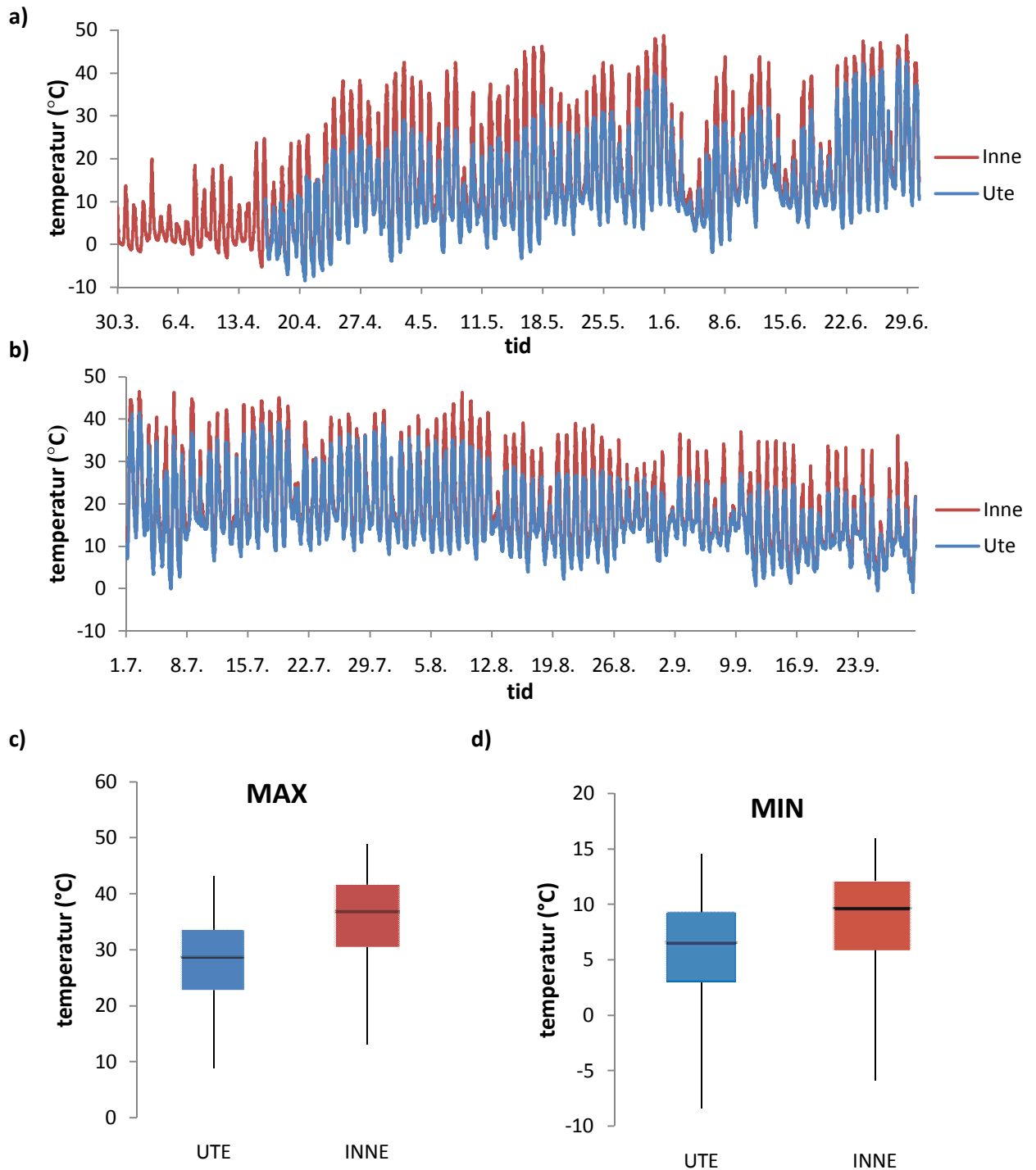
- Hassell, M. 1969: A study of the mortality factors acting upon *Cyzenis albicans* (Fall.), a tachinid parasite of the winter moth (*Operophtera brumata* (L.)). — *Journal of Animal Ecology* 38: 329–339.
- Heath, J. & Emmet, A. 1985: *The Moths and Butterflies of Great Britain and Ireland, volume 2 (Cossidae to Heliodinidae)*. — Harley Books, England. 400 s.
- Hicks, J., Aegerter, J., Leather, S. & Watt, A. 2007: Asynchrony in larval development of the pine beauty moth, *Panolis flammea*, on an introduced host plant may affect parasitoid efficacy. — *Arthropod-Plant Interactions* 1: 213–220.
- Holton, M., Lindroth, R. & Nordheim, E. 2003: Foliar quality influences tree-herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, and plant genotype. — *Oecologia* 137: 233–244.
- Hunter, A. & Elkinton, J. 2000: Effects of synchrony with host plant on population of a spring-feeding Lepidopteran. — *Ecology* 81: 1248–1261.
- IPCC 2007: Fourth Assessment Report: Climate Change, Synthesis Report.
- IPCC 2007: Fourth Assessment Report: Climate Change, Working Group I Report "The Physical Science Basis".
- Kaukoranta, T. & Hakala, K. 2008: Impact of spring warming on sowing times of cereal, potato and sugar beet in Finland. — *Agricultural and Food Science* 17: 165–176.
- Marino, P. & Cornell, H. 1993: Adult feeding and oviposition of *Phytomyza iliciola* (Diptera: Agromyzidae) in response to leaf and tree phenology. — *Entomological Society of America* 22: 1294–1301.
- Miller, P. 1973: The biology of some *Phyllonorycter* species (Lepidoptera: Gracillariidae) mining leaves of oak and beech. — *Journal of Natural History* 7: 391–409.
- Mossberg, B. & Stenberg, L. 2003: *Den nya nordiska floran*: 88. — Wahlström & Widstrand, Norge. 928 s.
- Mueller, J., Bussler, H., Gossner, M., Rettelbach, T. & Duelli, P. 2008: The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. — *Biodiversity & Conservation* 17: 2979–3001.
- van Nouhuys, S. & Lei, G. 2004: Parasitoid-host metapopulation dynamics: the causes and consequences of phenological asynchrony. — *Journal of Animal Ecology* 73: 526–535.
- Parmesan, C. 2006: Ecological and evolutionary responses to recent climate change. — *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 637–669.
- Parmesan, C. 2007: Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. — *Global Change Biology* 13: 1860–1872.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. — *Nature* 421: 37–42.

- Powell, W. 1986: Enhancing parasitoid activity in crops. — I boken: Waage, J. & Greathead, D. (red.), *Insect Parasitoids, 13<sup>th</sup> Symposium of the Royal Entomological Society of London*: 290–318. Academic Press, London. 389 s.
- Rebetez, M. & Reinhard, M. 2008: Monthly air temperature trend in Switzerland 1901–2000 and 1975–2004. — *Theoretical and Applied Climatology* 91: 27–34.
- Roff, D. 1980: Optimizing development time in a seasonal environment: the 'ups and downs' of clinal variation. — *Oecologia* 45: 202–208.
- Root, T., Price, J., Hall, K., Schneider, S., Rosenzweig, C. & Pounds, J. 2003: Fingerprints of global warming on wild animals and plants. — *Nature* 421: 57–60.
- Roslin, T. & Salminen, J-P 2009: A tree in the jaws of a moth – temporal variation in oak leaf quality and leaf-chewer performance. — *Oikos* 118: 1212–1218.
- Roslin, T., Gripenberg, S., Salminen J-P, Karonen, M., O'Hara, R., Pihlaja, K. & Pulkkinen, P. 2006: Seeing the trees for the leaves – oak as mosaics for a host-specific moth. — *Oikos* 113: 106–120.
- Rott, A. & Godfray, H. 2000: The structure of a leafminer-parasitoid community. — *Journal of animal ecology* 69: 274–289.
- Roy, D. & Sparks, T. 2000: Phenology of British butterflies and climate change. — *Global Change Biology* 6: 407–416.
- Roy, D., Rothery, P., Moss, D. & Thomas, J. 2001: Butterfly numbers and weather: predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change. — *Journal of Animal Ecology* 70: 201–217.
- Salminen, J-P, Roslin, T., Karonen, M., Sinkkonen, J., Pihlaja, K., Pulkkinen, P. 2004: Seasonal variation in the content of hydrolyzable tannins, flavonoid glycosides and proanthocyanidins in oak leaves. — *Journal of Chemical Ecology* 30: 1693–1711.
- Simchuk, A. 2008: The effect of fodder plant genotype on the variation of larval fitness traits in genotype classes of green oak leafroller moth. — *Russian Journal of Genetics* 44: 418–424.
- Sparks, T. & Carey, P. 1995: The responses of species to climate over two centuries. An analysis of the Marsham phenological record, 1736–1947. — *Journal of Ecology* 83: 321–329.
- Sparks, T. & Yates, T. 1997: The effect of spring temperature on the appearance dates of British butterflies 1883–1993. — *Ecography* 20: 368–374.
- Steinbauer, M., Kriticos, D., Lukacs Z. & Clarke A. 2004: Modelling a forest lepidopteran: phenological plasticity determines voltinism which influences population dynamics. — *Forest Ecology and Management* 198: 117–131.
- Tack, A., Ovaskainen, O., Harrison, P. & Roslin, T. 2009: Competition as a structuring force in leaf miner communities. — *Oikos* 118: 809–818.

- Tikkanen, O-P & Julkunen-Tiitto, R. 2003: Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. — *Oecologia* 136: 244–251.
- Tobin, P., Nagarkatti, S., Loeb, G. & Saunders, M. 2008: Historical and projected interactions between climate change and insect voltinism in a multivoltine species. — *Global Change Biology* 14: 951–957.
- Tuda, M., Matsumoto, T., Itioka, T., Ishida, N., Takanashi, M., Ashihara, W., Kohyama, M. & Takagi, M. 2006: Climatic and intertrophic effects detected in 10-year population dynamics of biological control of the arrowhead scale by two parasitoids in southwestern Japan. — *Population Ecology* 48: 59–70.
- Vickery, M. 2008: Butterflies as indicators of climate change. — *Scientific Programming* 91: 193–210.
- Visser, M. & Holleman, L. 2001: Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. — *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 268: 289–294.
- Visser, M., van Noordwijk, A., Tinbergen, J. & Lessells, C. 1998: Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). — *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 265: 1867–1870.
- Välimäki, P., Kivelä, S., Jääskeläinen, A., Kaitala, A., Kaitala, V. & Oksanen, J. 2008: Divergent timing of egg-laying maintain life history polymorphism in potential multivoltine insects in seasonal environments. — *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1711–1723.
- Waage, J. 1986: Family planning in parasitoids: Adaptive patterns of progeny and sex allocation. — I boken: Waage, J. & Greathead, D. (red.), *Insect Parasitoids*, 13<sup>th</sup> Symposium of the Royal Entomological Society of London: 23–63. Academic Press, London. 389 s.
- Wall, M., Timmerman-Erskine, M. & Boyd, R. 2003: Conservation impact of climatic variability on pollination of the federally endangered plant, *Clematis socialis* (Ranunculaceae). — *Southeastern Naturalist* 2: 11–24.
- Walther, G-R, Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T., Fromentin, J-M, Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002: Ecological responses to recent climate change. — *Nature* 416: 389–395.
- West, C. 1985: Factors underlying the late seasonal appearance of lepidopterous leaf-mining guild on oak. — *Ecological Entomology* 10: 111–120.
- Williams, R., Lincoln, D. & Norby, R. 2003: Development of gypsy moth larvae feeding on red maple saplings at elevated CO<sub>2</sub> and temperature. — *Oecologia* 137: 114–122.
- Yamamura, K. & Kiritani, K. 1998: A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zones. — *Applied Entomology and Zoology* 33: 289–298.



**Bilaga 1:** Temperaturväxlingen inuti och utanför växthuset. Diagrammen a och b visar detaljerade temperaturväxlingar mellan olika tider på dygnet under perioden 30.3.–28.9. (utomhus saknas information för perioden före 16.4.); c och d visar kvartilerna av de högsta respektive lägsta dygnstemperaturerna uppmätta inuti och utanför växthuset under perioden 17.4.–28.9. Kurvorna a och b representerar medeltalet av temperaturer uppmätta med tre olika termometrar (en per trädgrupp; jfr bild 3 i texten). De högsta och lägsta dygnstemperaturerna i c och d baserar sig på data från kurvorna i a och b.



**Bilaga 2:** Effekten av burtyget på temperaturen kring ekarna. Diagrammen a och b visar växlingar i dygnets medeltemperatur medan c och d visar kvartilerna av de högsta respektive lägsta dygnstemperaturerna uppmätta utanför (gula symboler) och inuti burarna (gröna symboler). Graferna a och c visar temperaturer uppmätta i burar placerade utanför växthuset (i grupp 5; jfr bild 3 i texten) medan b och d hänför sig till burar placerade inuti växthuset (i grupp 3; jfr bild 3 i texten). Observera att diagrammen baserar sig på temperaturmätningar under olika perioder (15.5.–15.6. för a och c versus 19.6.–16.8. för b och d).

